CYTOBIOLOGIE
BAND 9 · HEFT 2
Seiten 180–202 · 1974

Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Ultrastruktur des Transportepithels am Ventraltubus arthropleoner Collembolen (Insecta)

Light and electron microscopic investigations of the ventral tube in arthropleonean collembola with special reference to the transporting epithelium (insecta)

GERHARD EISENBEIS [1])
Institut für Zoologie, Johannes-Gutenberg-Universität, Mainz

Eingegangen 16. April 1974

Abstract

Collembola – ventral tube – transport epithelium – absorption – fine structure – osmoregulation – secretion

In the Collembolan ventral tube the area of the eversible and retractile tube vesicles shows a very active and specialized transporting epithelium which consists of approximately 20 transporting cells in each vesicle hemisphere. The proximal cell bodies are markedly separated, only the apical cell parts form a continuous layer called transporting border. Distally the cells are handlelike connected with the transporting border, basally they form prolonged cell processes which extend through the whole ventral tube to the abdomen.

The transporting border shows the typical polar organization of transporting systems: an apical brushlike border and a basal labyrinth form extensive enlargements of the cell surface by extracellular channellike systems. The abundance of mitochondria points to high transporting activity. In addition to its possibility on ion transport, it can be concluded that the ventral tube is involved in osmoregulation probably by the absorption of ions and water.

The fine structure of the perikaryon differs markedly from the transporting border in that it shows several indications of secretion.

Einleitung

Erste Hinweise auf das Vorhandensein eines Transportepithels am Ventraltubus erhalten wir von NOBLE-NESBITT [46]. In einer weiteren Arbeit [47] weist sie einerseits die Aufnahme von Natrium, andererseits die von Wasser nach. Da die Ionen-

[1]) GERHARD EISENBEIS, Institut für Zoologie der Universität, 6500 Mainz, Saarstraße 21. – Die vorliegende Arbeit enthält Teile der Dissertation [22].

aufnahme sehr rasch vor sich geht, vermutet sie einen aktiven Transportmechanismus. Andere Autoren lehnen eine Wasseraufnahme ab [36, 72].

Übereinstimmende Beobachtungen zeigen, daß die Tubusbläschen nur in feuchter Luft und auf feuchtes Substrat ausgestreckt werden. Neueste vergleichbare Angaben stammen von Machiliden [9, 34, 76].

Die vorliegende Arbeit will in einer Analyse der Ultrastruktur nachweisen, daß in den Tubusbläschen die typische Feinstruktur eines Transportepithels ausgebildet ist [22].

Material und Methoden

Zur Untersuchung gelangten Vertreter der Gattungen *Tomocerus* und *Orchesella*. Die Tiere stammen aus der Laubstreu von Buchenwäldern in der Umgebung des Laacher Sees/Eifel und aus dem Taunus. Die Transportgefäße waren mit feuchtem Laub und Erde ausgelegt, um möglichst natürliche Bedingungen vor der Fixierung zu gewährleisten.

Fixiergemische: 1. 2 % OsO_4 in Michaelispuffer bei *p*H 7,4. 2. 2,5 % Glutaraldehyd in Cacodylatpuffer bei *p*H 7,2 mit Nachfixierung in 2 % OsO_4 – Cacodylatpuffer 1 : 1.

Um die Unbenetzbarkeit der Tiere aufzuheben, wurde dem Präparationsgemisch – Puffer/aqua bidest. 1 : 1 – ein Tropfen Agepon der Fa. Agfa Gevaert als Netzmittel hinzugefügt. Damit war gewährleistet, daß das Fixiergemisch sofort Kontakt mit der Cuticula der Tiere hatte.

Bewertung: Bisher führte nur die erstgenannte Fixierungsmethode zu einer brauchbaren Strukturerhaltung. Diese Beobachtung steht in Einklang zu dem von Altner [2] durchgeführten Fixierungstest mit reiner OsO_4-Fixierung und drei verschiedenen Glutaraldehyd-Fixiergemischen, wo ebenfalls nur die erstgenannte Methode brauchbare Ergebnisse lieferte. Die in dieser Arbeit gezeigten Bilder sind Ergebnisse der oben unter 1. genannten Methode.

Die Einbettung erfolgte nach der Entwässerung über die Alkoholreihe und Propylenoxid in Araldit [28]. Die Schnitte wurden mit einem Uom 2 der Fa. Reichert/Wien hergestellt und nach der Methode von Reynolds [70] kontrastiert. Ihre Untersuchung wurde mit dem EM 9 A der Fa. Zeiss/Oberkochen durchgeführt.

Für die Stereoscanbearbeitung wurde ebenfalls OsO_4-fixiertes Material verwendet. Als Gerät diente ein REM der Fa. Cambridge am Paläontologischen Institut der Universität Frankfurt (Stiftung Volkswagenwerk). Herrn Tochtenhagen als Operator sei an dieser Stelle für seine Mitarbeit herzlich gedankt.

Für die ergänzende lichtmikroskopische Untersuchung wurden 7 µm dicke Paraffinschnitte (alkohol. Bouin, Azan, Hämatoxylin n. Delafield/Chromotrop 2 R) verwendet.

Feinstruktur

Allgemeines

Der Ventraltubus der Collembolen gliedert sich in Basalplatte (Subcoxa), Tubuszylinder (Syncoxa), Tubusklappen und die eversiblen Tubusblasen (Coxalblasen) [36, 61, 73, 74] (Abb. 1, 2).

Die beiden eversiblen Tubusblasen werden nicht von einem kompakten Epithelverband, sondern von ca. 20 Epidermiszellen, in der Folge Bläschenzellen genannt, ausgekleidet, deren Perikarya frei im Lumen der Bläschen hängen (Abb. 1 b, c, d; Blz). Ihre Grundform ist spindelförmig. Distal sind sie stielartig mit einem Plasmasaum, in der Folge Bläschensaum oder Transportsaum genannt, in Verbindung, welcher die Bläschen unter der Cuticula als dünne Lage auskleidet. Basal laufen sie in lange Zellfortsätze aus, welche am Phragma (Abb. 1 b) wie am Fettkörper befestigt sind und den gesamten Ventraltubus bis in den Bereich des zentralen Nervensystems an der Tubusbasis durchlaufen. Dabei werden sie von bindegewebsartigen Hüllzellen umscheidet. Über ihre terminale Anheftung ist noch nichts bekannt.

aufnahme sehr rasch vor sich geht, vermutet sie einen aktiven Transportmechanismus. Andere Autoren lehnen eine Wasseraufnahme ab [36, 72].

Übereinstimmende Beobachtungen zeigen, daß die Tubusbläschen nur in feuchter Luft und auf feuchtes Substrat ausgestreckt werden. Neueste vergleichbare Angaben stammen von Machiliden [9, 34, 76].

Die vorliegende Arbeit will in einer Analyse der Ultrastruktur nachweisen, daß in den Tubusbläschen die typische Feinstruktur eines Transportepithels ausgebildet ist [22].

Material und Methoden

Zur Untersuchung gelangten Vertreter der Gattungen *Tomocerus* und *Orchesella*. Die Tiere stammen aus der Laubstreu von Buchenwäldern in der Umgebung des Laacher Sees/Eifel und aus dem Taunus. Die Transportgefäße waren mit feuchtem Laub und Erde ausgelegt, um möglichst natürliche Bedingungen vor der Fixierung zu gewährleisten.

Fixiergemische: 1. 2 % OsO_4 in Michaelispuffer bei *p*H 7,4. 2. 2,5 % Glutaraldehyd in Cacodylatpuffer bei *p*H 7,2 mit Nachfixierung in 2 % OsO_4 – Cacodylatpuffer 1 : 1.

Um die Unbenetzbarkeit der Tiere aufzuheben, wurde dem Präparationsgemisch – Puffer/aqua bidest. 1 : 1 – ein Tropfen Agepon der Fa. Agfa Gevaert als Netzmittel hinzugefügt. Damit war gewährleistet, daß das Fixiergemisch sofort Kontakt mit der Cuticula der Tiere hatte.

Bewertung: Bisher führte nur die erstgenannte Fixierungsmethode zu einer brauchbaren Strukturerhaltung. Diese Beobachtung steht in Einklang zu dem von Altner [2] durchgeführten Fixierungstest mit reiner OsO_4-Fixierung und drei verschiedenen Glutaraldehyd-Fixiergemischen, wo ebenfalls nur die erstgenannte Methode brauchbare Ergebnisse lieferte. Die in dieser Arbeit gezeigten Bilder sind Ergebnisse der oben unter 1. genannten Methode.

Die Einbettung erfolgte nach der Entwässerung über die Alkoholreihe und Propylenoxid in Araldit [28]. Die Schnitte wurden mit einem Uom 2 der Fa. Reichert/Wien hergestellt und nach der Methode von Reynolds [70] kontrastiert. Ihre Untersuchung wurde mit dem EM 9 A der Fa. Zeiss/Oberkochen durchgeführt.

Für die Stereoscanbearbeitung wurde ebenfalls OsO_4-fixiertes Material verwendet. Als Gerät diente ein REM der Fa. Cambridge am Paläontologischen Institut der Universität Frankfurt (Stiftung Volkswagenwerk). Herrn Tochtenhagen als Operator sei an dieser Stelle für seine Mitarbeit herzlich gedankt.

Für die ergänzende lichtmikroskopische Untersuchung wurden 7 µm dicke Paraffinschnitte (alkohol. Bouin, Azan, Hämatoxylin n. Delafield/Chromotrop 2 R) verwendet.

Feinstruktur

Allgemeines

Der Ventraltubus der Collembolen gliedert sich in Basalplatte (Subcoxa), Tubuszylinder (Syncoxa), Tubusklappen und die eversiblen Tubusblasen (Coxalblasen) [36, 61, 73, 74] (Abb. 1, 2).

Die beiden eversiblen Tubusblasen werden nicht von einem kompakten Epithelverband, sondern von ca. 20 Epidermiszellen, in der Folge Bläschenzellen genannt, ausgekleidet, deren Perikarya frei im Lumen der Bläschen hängen (Abb. 1 b, c, d; Blz). Ihre Grundform ist spindelförmig. Distal sind sie stielartig mit einem Plasmasaum, in der Folge Bläschensaum oder Transportsaum genannt, in Verbindung, welcher die Bläschen unter der Cuticula als dünne Lage auskleidet. Basal laufen sie in lange Zellfortsätze aus, welche am Phragma (Abb. 1 b) wie am Fettkörper befestigt sind und den gesamten Ventraltubus bis in den Bereich des zentralen Nervensystems an der Tubusbasis durchlaufen. Dabei werden sie von bindegewebsartigen Hüllzellen umscheidet. Über ihre terminale Anheftung ist noch nichts bekannt.

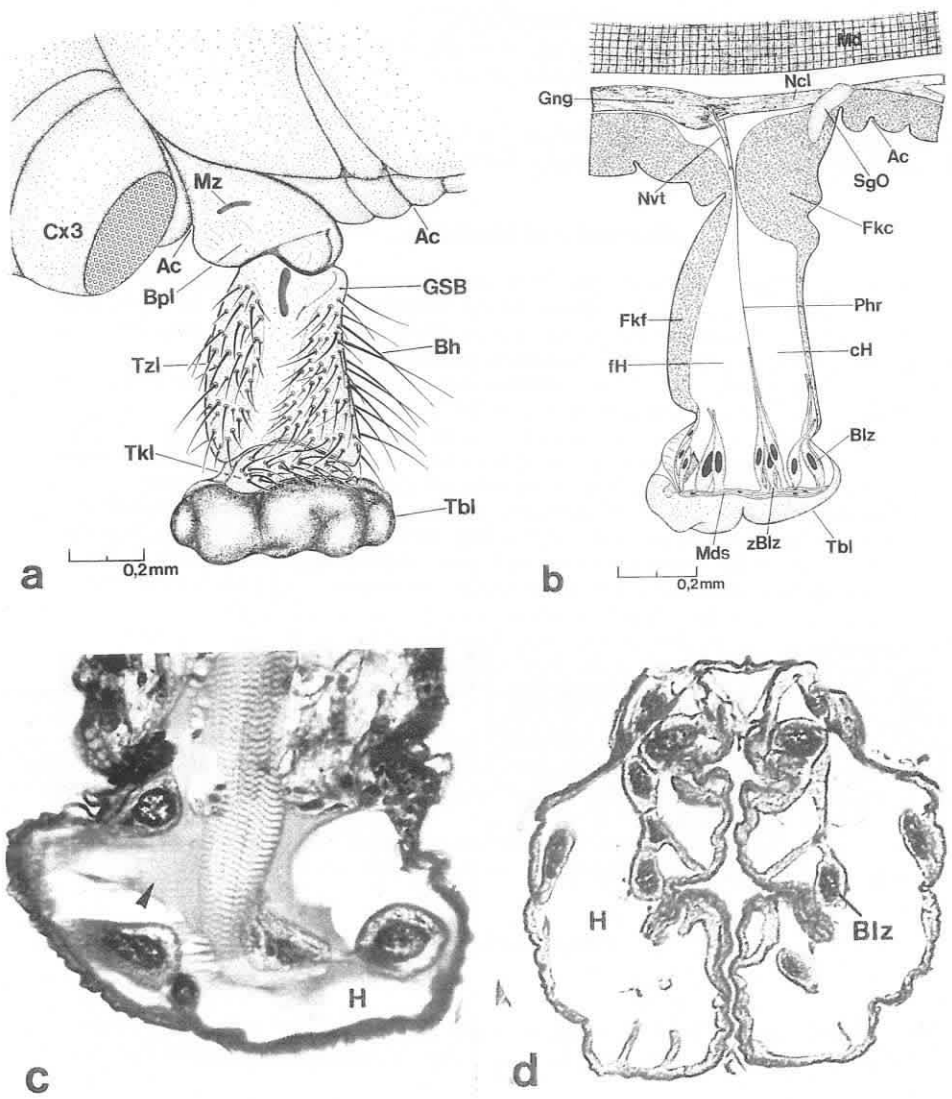


Abb. 1. Ventraltubus von *Tomocerus*. – **a.** Lateralansicht (ohne Schuppen). – **b.** Innensitus (sagittal). – **c.** Sagittalschnitt durch eine Bläschenhemisphäre. – 110 ×. – **d.** Horizontalschnitt durch die Tubusblasen. – 135 ×. – Ac Antecosta. – Blz Bläschenzellen. – zBlz zentrale Bläschenzellgruppe. – Bpl Basalplatte. – Bh Borstenhaare. – Cx Coxa. – Fkc, Fkf Kaudaler und frontaler Fettkörper. – Gng Ganglion. – GSB Grenze der Beschuppung und Beborstung. – H Hämolymphraum. – cH, fH Kaudaler und frontaler Hämolymphraum. – Md Mitteldarm. – Mds Mediale Verbindungszone. – Mz Muskel(Sehnen-)ansatz. – Ncl Nervus caudalis lateralis. – Nvt Ventraltubusnerv. – Phr Phragma. – SgO Segmentalorgan. – Tbl Tubusblasen. – Tkl Tubusklappen. – Tzl Tubuszylinder. – *Kurzpfeil* Abb. 1 c: Sekretartige, chromophile Abscheidung in den Tubusblasen.

Die Bläschenzellen werden in der Literatur teils als Drüsenzellen teils als chitinogene Zellen bezeichnet [36, 74]. Sie konzentrieren sich besonders im vorderen und hinteren Hemisphärenbereich.

Im Hämolymphraum kann nach saurer Fixierung ein teilweise fibrillär erscheinendes Koagulat einer chromophilen Substanz beobachtet werden, welche sich von der im übrigen Körper verteilten Lymphe unterscheidet (Abb. 1 c, Pfeil). Bereits im Tubuszylinder nimmt die Farbintensität ab. Aus diesem Grunde wird die Vermutung gestärkt, daß in den Bläschen eine Sekretion in die Hämolymphe stattfindet.

Innerhalb der Bläschen finden sich zusätzlich noch einige spezialisierte Zelltypen sowie neurosekretführende Axone, doch ist ihre Zahl im Vergleich zu den typischen Bläschenzellen gering. In einigen Bläschenzellen liegen ferner kleine sensorische Einheiten mit den bei Insekten typischen Komponenten wie Innen- und Außensegment (letzteres mit ciliarem Abschnitt), Hüllzellen, Wurzelfäden etc. [23]. Die Gesamtkonzeption dieser Sensillen läßt auf eine Funktion als Chemorezeptoren schließen.

In dieser Arbeit soll die cytologische Grundstruktur der Transportzellen beschrieben werden. Beziehungen zum Häutungsrhythmus und zu besonderen physiologischen Bedingungen blieben unberücksichtigt.

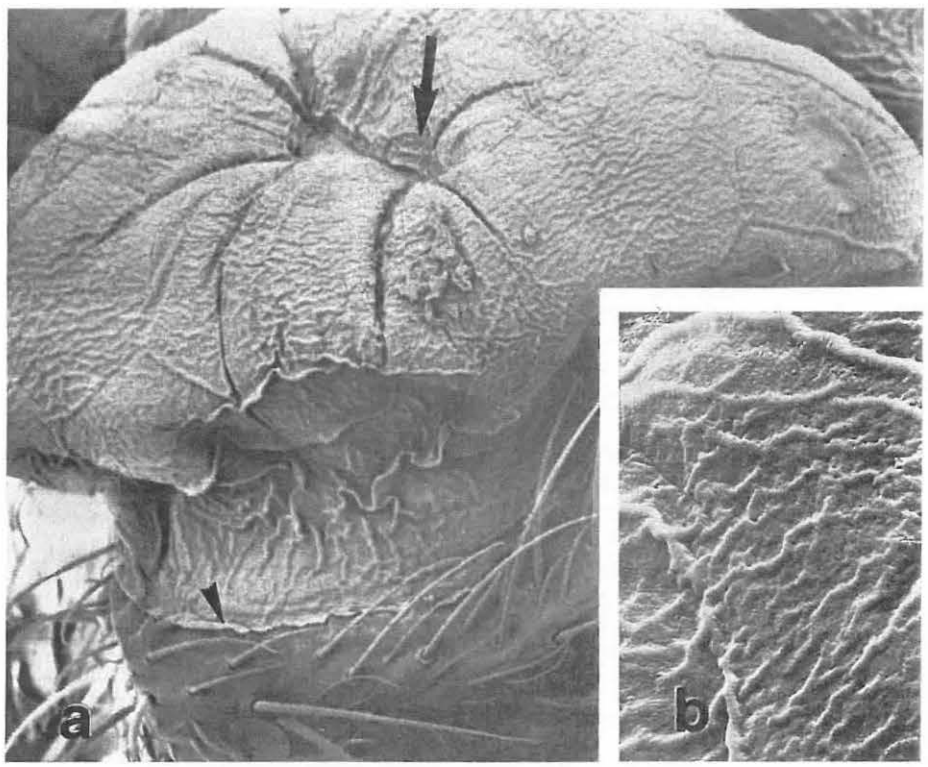


Abb. 2 a. Lateralansicht einer Bläschenhemisphäre mit Übergang zur Tubusklappe. – 360 ×. – **b.** Bläschenoberfläche. – 1540 ×. – *Kurzpfeil:* Cuticulare Randfalte. – *Langpfeil:* Ansatz der Retraktoren *(Tomocerus).*

Einen Überblick zur Cytoarchitektur der Bläschenzellen vermittelt Abbildung 3. Dabei fallen folgende Eigenschaften sofort ins Auge: die Transportzellen als Ganzes sind polar gebaut. Von einem die Cuticula auskleidenden Saum (Transportsaum) hat sich das Perikaryon mit dem basalen Zellfortsatz stielartig abgesetzt. Die gesamte Zelloberfläche wird durch Plasmalemmein- oder Plasmalemmausfaltungen stark vergrößert. Im apikalen Zellbereich herrscht eine hohe Mitochondriendichte.

Dadurch weicht dieser Zelltyp sowohl seiner Gestalt nach wie auch cytologisch deutlich von der normalen Epidermis ab. In den Coxalbläschen der Machiliden beschreiben BITSCH und PALÉVODY [9] zwei Epitheltypen: »un épithélium absorbant et un épithélium banal«. Eine solche Zweiteilung kann bei Collembolen nicht beobachtet werden. Der Übergang vom Transportepithel zu den Tubusklappen sowie zwischen den Bläschenhemisphären über der Medianrinne wird von sogenannten Verbindungszonen gebildet, welche aus Verbindungszellen aufgebaut werden, die durch Interdigitationen miteinander verzahnt sind und durch ihre schlanke Gestalt der an diesen Punkten erforderlichen Biegsamkeit gerecht werden (Abb. 9).

Ferner sind bei den Machiliden die Perikarya nicht in den Hämolymphraum versenkt.

Transportsaum

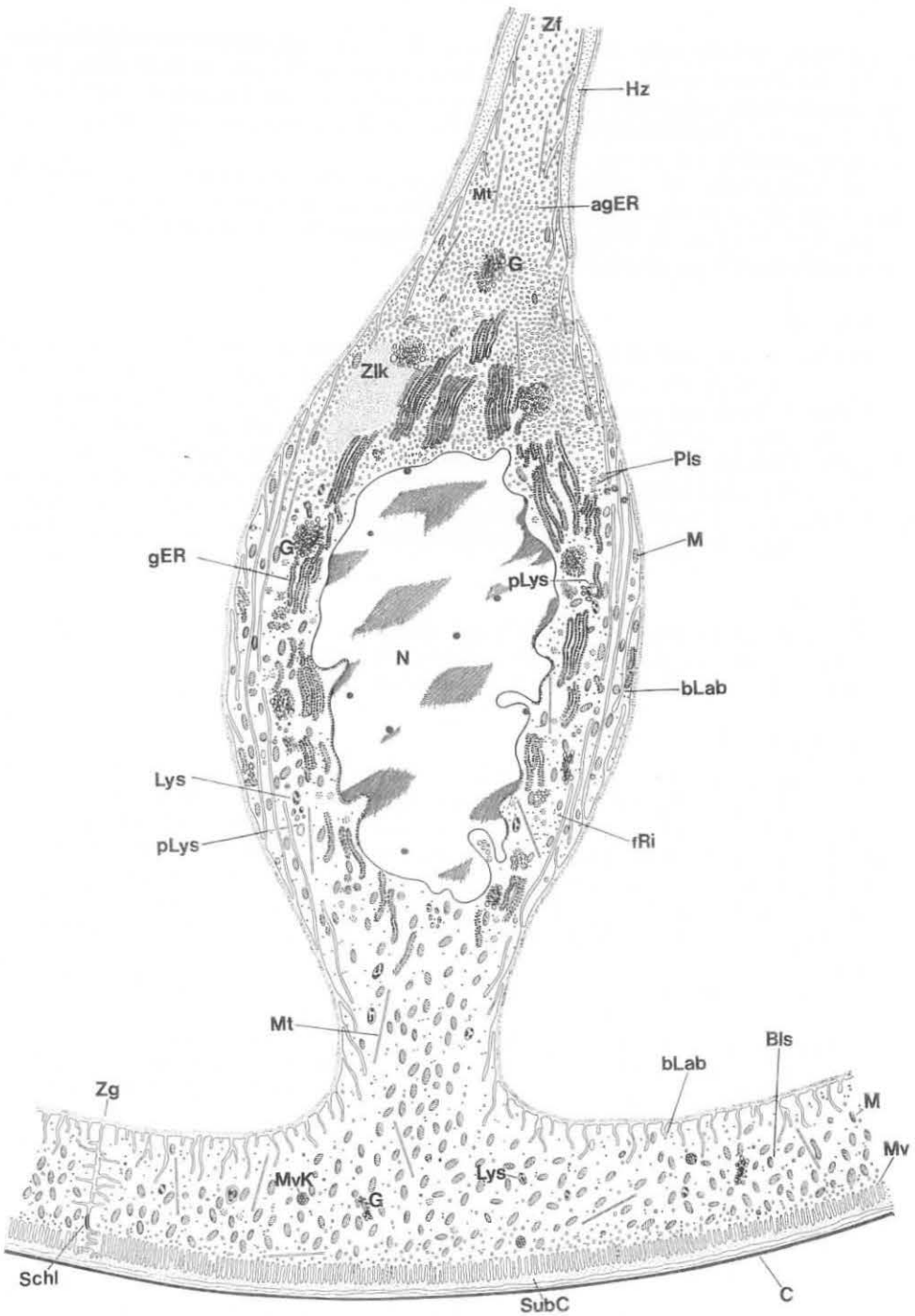
Der Transportsaum wird außen von einer dünnen Cuticula – Gesamtdicke ca. 1,0 bis 1,5 µm –, nach innen von der Basalmembran gegen den Hämolymphraum begrenzt. Saumbreite: ca. 6 bis 18 µm, durchschnittlich 12 µm. Die Cuticula nimmt einen leicht welligen Verlauf, hingegen kann die Innenseite partiell stärker gebuchtet erscheinen. Auf die Cuticula folgt ein Faltensaum, die intermediäre Zone und ein basales Labyrinth. Die intermediäre Zone untergliedert sich in eine apikale Invaginationszone und eine Mitochondrienzone. Abbildung 4 verdeutlicht die vorgeschlagene Gliederung.

Cuticula

Die Cuticula erscheint stets in dreischichtiger Folge (Abb. 4). Außen liegt eine dünne, elektronendichte Schicht, die Cuticulinschicht. Ihre Dicke beträgt ca. 250 Å. Ob ihr eine Wachs- und Zementschicht als dünne Lamellen aufgelagert sind, konnte in dem zur Verfügung stehenden Auflösungsbereich nicht festgestellt werden. NOBLE-NESBITT [46] beschreibt sie für *Podura aquatica*. Als mittlere Lage folgt eine schwächer elektronendichte Schicht mit homogener Granulation, die Dense layer. Dicke: ca. 0,3 bis 0,4 µm. Sie wird von Kanälen mit stark elektronendichtem Inhalt durchbrochen. Auch in der nächsten Schicht kann dieses Material unterhalb der Kanäle punktuell in Form kleiner Flecken abgelagert sein. Selten war innerhalb der Dense layer eine helle apikale Zone, wie in Abbildung 5 dargestellt, sichtbar.

Cuticulinschicht und Dense layer bilden zusammen die Epicuticula [40, 48]. Beide dürften der von BITSCH und PALÉVODY [9] beschriebenen äußeren und inneren Schicht der Epicuticula der Machiliden entsprechen.

Abb. 3. Schema einer Transportzelle. – Bls Bläschensaum (Transportsaum). – C Cuticula. – SubC Sub-Cuticula. – G Golgi-Apparat. – agER, gER Agranuläres und granuläres Endoplasmatisches Retikulum. – Hz Hüllzellen. – bLab Basales bzw. peripheres Labyrinth. – Lys Lysosomen. – pLys Primärlysosomen. – M Mitochondrien. – Mt Mikrotubuli. – Mv Faltensaum. – MvK Multivesikulärer Körper. – N Kern. – Pls Polysomen. – fRi Freie Ribosomen. – Schl Schlußleiste. – Zf Zellfortsatz. – Zg Zellgrenze. – Zlk Zellakune.


Zf
Hz
Mt
agER
G
Zlk
Pls
M
gER
G
pLys
N
bLab
Lys
pLys
fRi
Mt
Bls
bLab
Zg
M
Mv
MvK
G
Lys
Schl
SubC
C

Die dritte Schicht zeigt die auf den ersten Blick schwach erkennbare Lamellentextur (3 bis 4 Lamellen) verbunden mit einer Bogentextur der Fasern, weshalb diese Schicht als Endocuticula eingestuft wird. Nach [46] findet sich eine Exocuticula nur in stark sklerotisierten Körperabschnitten, während sonst bestenfalls eine Mesocuticula färberisch festgestellt werden kann.

Die Gesamtdicke der Cuticula ist durchaus mit den Werten anderer Transportepithelien vergleichbar [9, 30, 31, 52, 54, 56, 57, 84, 86]. In diesem Bereich stellt sie keine Transportbarriere dar [21, 86, 89], im Gegenteil, man schreibt ihr für verschiedene Substanzen akkumulierende Eigenschaften zu.

Subcuticula

Die Subcuticula füllt den Raum zwischen der Endocuticula und der Basis des Faltensaumes aus. Sie bildet eine Matrix, in welche die Falten eingebettet sind und besteht aus einem feingranulären, flockigen Material, welches infolge der Präparation stark ausgewaschen erscheint (Abb. 4, 5). Mittels Azanfärbung wird diese Schicht stark blau gefärbt. Ähnliches berichten BITSCH und PALÉVODY [9] von der Subcuticula der Coxalbläschen der Machiliden nach Toluidinblaufärbung. Über die chemische Beschaffenheit der Subcuticula können keine Angaben gemacht werden, doch handelt es sich vermutlich um Mucosubstanzen, welche als Glykokalyx dem apikalen Plasmalemm aufliegen.

Faltensaum

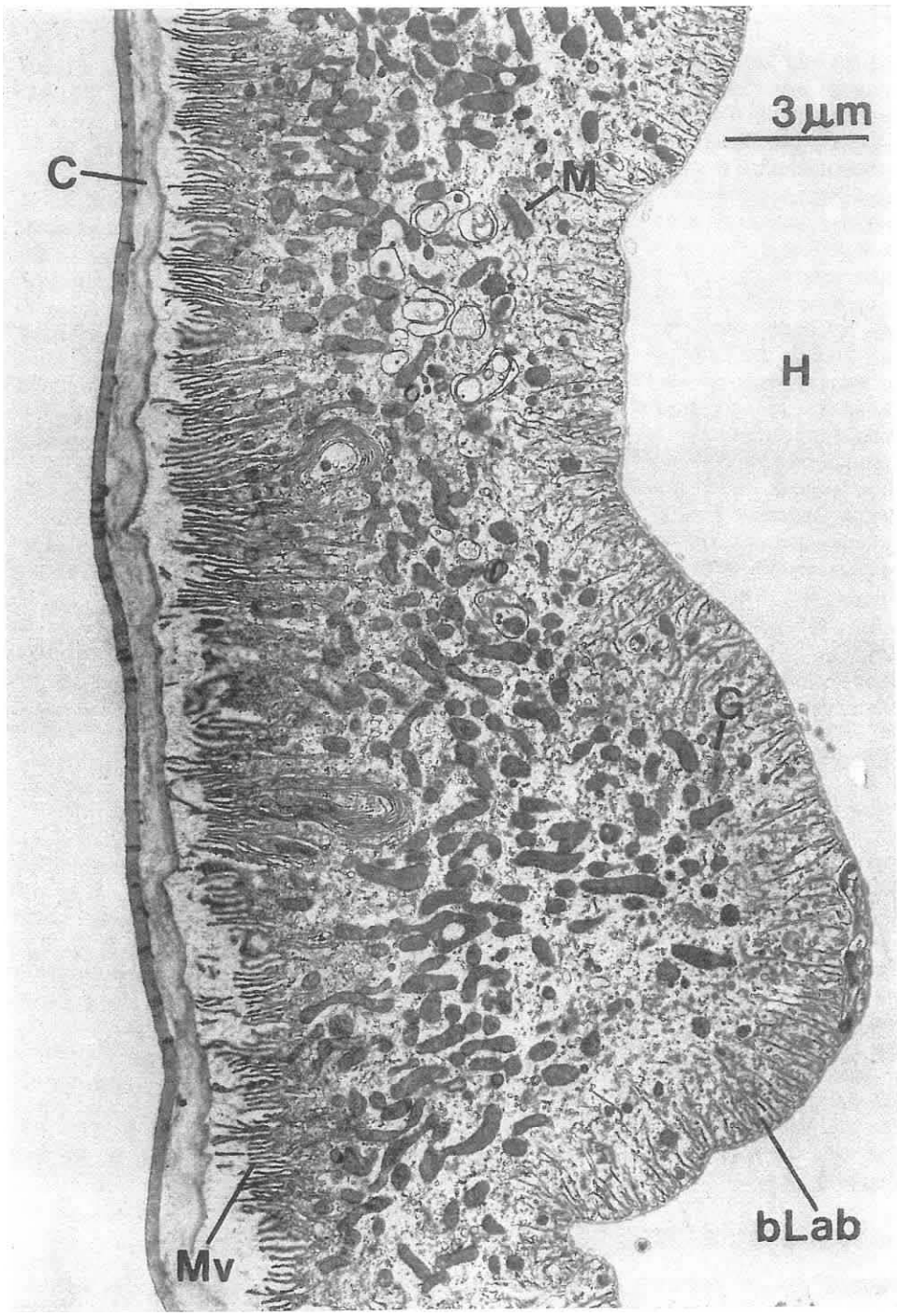
Der Faltensaum wird von einem Rasen dünner Falten gebildet, welche teilweise bis zur Endocuticula vorstoßen und die apikale Oberfläche der Epithelzellen erheblich vergrößern (Abb. 4, 5). Häufig können Verschmelzungen beobachtet werden.

Invaginationszone

Die Invaginationszone steht in engem Zusammenhang mit dem Faltensaum. An der Basis der Falten stülpt sich das Plasmalemm punktuell tief in das Plasma des Transportsaums ein (Abb. 4 bis 6). Die Höhe dieser Zone entspricht etwa der des Faltensaums. Ähnliche Invaginationen, jedoch in Zahl und Ausdehnung reduziert, beschreiben BITSCH und PALÉVODY [9] in der »zone de transition« zwischen dem »épithélium absorbant« und dem »épithélium banal«, ohne ihre mögliche Funktion zu diskutieren. Die Invaginationen sind nicht einheitlich angeordnet, sondern zeigen verschiedene Formationsstufen:

1. Solitäre, meist senkrecht zur Saumoberfläche in das Plasma vorstoßende Invaginationen.
2. Bündelbildung durch Zusammenlagerung mehrerer Invaginationen.
3. Verschmelzung benachbarter Bündel zu in sich geschlossenen Invaginationssystemen. Meist kommt es dabei zur Bildung U-förmiger Membranstapel, welche noch relativ aufgelockert erscheinen.
4. Entwicklung myelinartiger Membranstapel (Abb. 6). Die Entstehung derartiger Stapel kann dadurch eintreten, daß sich größere Plasmalemmabschnitte zwischen konzentrisch angeordneten Falten zwiebelschalenförmig einstülpen.

Abb. 4. Transportsaum-Übersicht. – C Cuticula. – G Golgi-Apparat. – bLab Basales Labyrinth. – H Hämolymphraum. – M Mitochondrien. – Mv Faltensaum *(Tomocerus)*. – 6630 ×.


3µm
C
M
H
G
bLab
Mv

Die Membranen der Invaginationen, besonders aber die der Membranstapel erscheinen wesentlich elektronendichter als die der Falten. Der Übergang liegt genau an der Faltenbasis (Abb. 6 a). Ob diesen Membranen sogenannte »repeating particles« [31, 44, 50, 53, 55, 71, 78] angelagert sind, kann noch nicht mit Sicherheit entschieden werden. Der extrazelluläre Raum zwischen den Lamellen ist auf einen nur wenige Å (ca. 45 Å) messenden Spalt reduziert.

Welcher Invaginationstyp in der Hauptsache vorliegt, ist von Tier zu Tier und selbst innerhalb eines Ventraltubus verschieden. Aufschluß über derartige Schwankungen, welche vermutlich der Ausdruck unterschiedlicher Aktivitätsphasen sind, muß eine Funktionsanalyse erbringen. Ein erster Schritt in dieser Richtung soll durch Adaptationsversuche bei unterschiedlicher Salinität und Feuchtigkeit des Außenmediums getan werden.

Im Bereich des Faltensaums, der Invaginationszone und im basalen Labyrinth zeigen die Schnitte rein OsO_4-fixierter Tiere eine starke Anhäufung von Vesikelprofilen (Abb. 4, 5). In der apikalen Zone liegen sie in den Falten, an der Faltenbasis und schließlich scheinen die Invaginationen selbst in Vesikelketten zu zerfallen. Diese Tatsache könnte zunächst zu der Feststellung verleiten, daß mikropinocytotische Vorgänge neben anderen beim Transport eine Rolle spielen könnten. Dagegen stehen die Warnungen TORMEYS [79, 80], der das Vorhandensein von Vesikelketten als artefizielle Bildung der reinen OsO_4-Fixierung beschreibt.

Besonders im Bereich des basalen Labyrinths ergeben sich rein optisch Übereinstimmungen mit den bei [79] dargestellten Vesikelketten, während die vesikulären Profile in der apikalen Zone nach Anordnung, Gestalt und elektronendichtem Inhalt von der TORMEYschen Beschreibung abweichen. Es sollten deshalb die Ergebnisse vergleichender Fixierungsmethoden und die Anwendung infiltrierbarer Kontrastmittel abgewartet werden. Die Ergebnisse der Glutaraldehydfixierung lassen z. Z. noch keine Aussage zu. Das Vorhandensein oder Nichtvorhandensein von möglicherweise mikropinocytotisch entstandenen Vesikeln ändert grundsätzlich nichts an der Konzeption des Bläschensaums als Transportsystem.

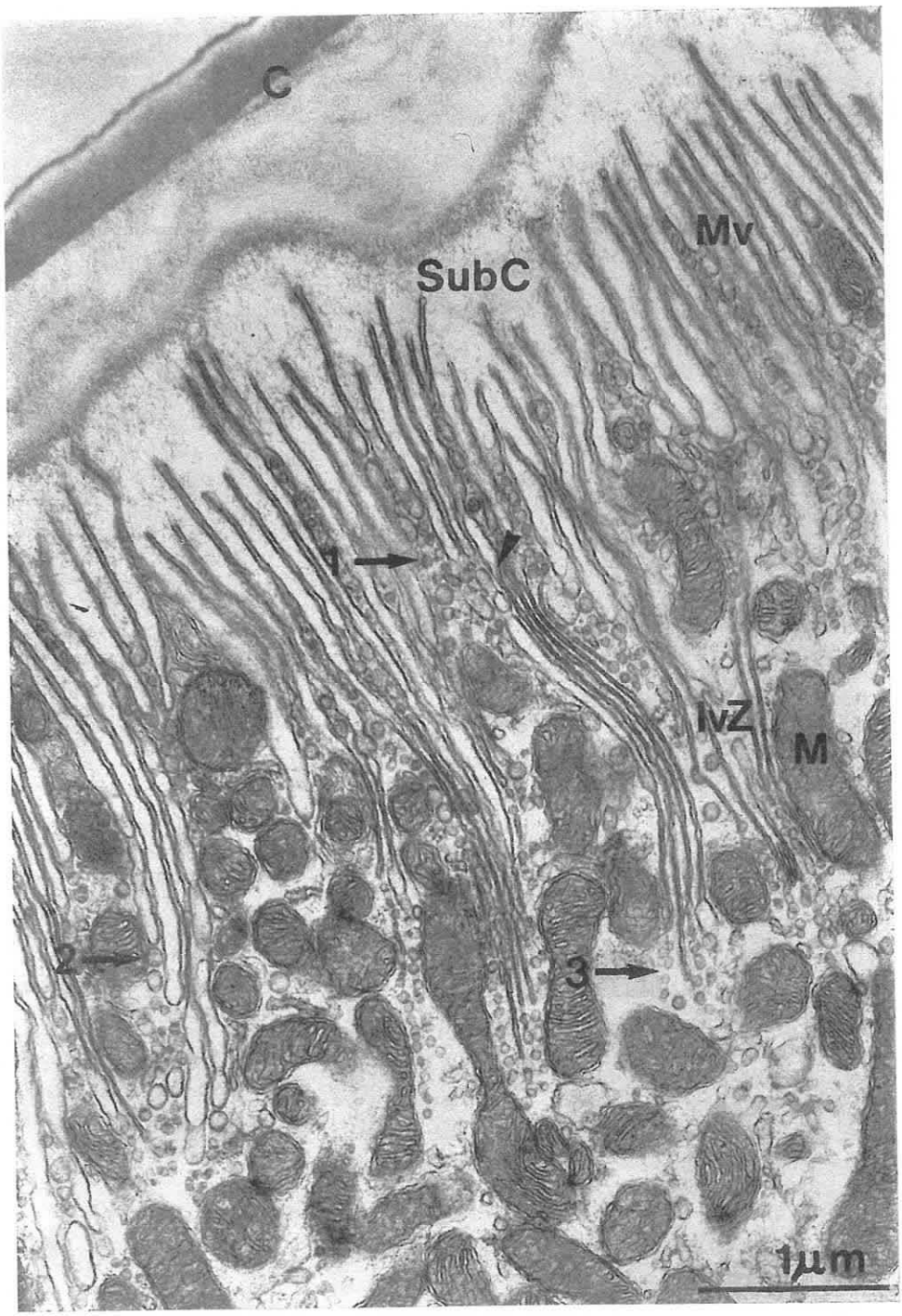
BITSCH und PALÉVODY [9] sprechen von einer geringen Vesikelbildung im apikalen Teil des Transportepithels der Machiliden.

An Zellorganellen finden sich im apikalen Transportsaum freie Ribosomen und Polysomen, Mikrotubuli, »coated vesicles« und Mitochondrien. Die Ribosomen liegen bis in die Spitzen der Falten zerstreut. Zentriolen, wie sie bei den Machiliden [12] nachgewiesen wurden, fehlen. Die Mitochondriendichte ist hier geringer als in der weiter basalwärts gelegenen intermediären Zone (Abb. 4). Regional kann sie jedoch stark ansteigen, was sicherlich eine Frage des lokalen Energiebedarfs ist (Abb. 5). Grundsätzlich können die Mitochondrien bis etwa in die Hälfte der Falten vorstoßen. Distal bleiben die Falten stark zusammengedrückt.

Besonders innerhalb der Invaginationszone liegen die Mitochondrien den Membranen oft parallel und eng an (Abb. 5). Damit sind die cytotopographischen Voraussetzungen für die Mitochondrien- oder Transmembranpumpe gegeben [4 bis 8, 11, 12, 15 bis 19, 37, 44, 51, 59, 67, 81, 82]. In ihrer Grundstruktur sind sie polymorph. Die dichte Packung der Cristae zeigt Quer-, Längs- oder Spiralorientierung (Abb. 4, 5). Sie liegen

---

Abb. 5. Apikale Zone des Bläschensaumes. – Die *Langpfeile* markieren die Orte vesikulärer Profibildung: *Pfeil 1* innerhalb der Falten, *Pfeil 2* an der Faltenbasis und *Pfeil 3* im Verlauf der Invaginationszone. Der *Kurzpfeil* markiert den Übergang zwischen dem Faltensaum (Mv) und der Invaginationszone (IvZ). – M Mitochondrien *(Tomocerus)*. – 27 000 ×.


C
Mv
SubC
1
IvZ
M
2
3
1µm

in eine elektronendichte Matrix eingebettet, was als Zeichen hoher energetischer Aktivität angesehen wird. Ein Vergleich mit Chloridzellen oder Chloridepithelien bestätigt dies [39, 89, 90, 91, 92]. Entsprechendes gilt für andere transportaktive Systeme wie Malpighigefäße, Rektal- oder Analpapillen [11, 21, 30, 44, 56, 57, 84, 85, 86].

Mitochondrienzone

Die Mitochondrien bedecken auf den Schnitten ca. 30 bis 50 % der Gesamtfläche dieser Zone (Abb. 4). Sie stehen in enger räumlicher Beziehung zum granulären ER, welches als tubuläres System identifiziert werden kann. Dazwischen finden sich regelmäßig freie Ribosomen und Polysomen. An weiteren Zellorganellen treten auf: Golgi-Apparate, multivesikuläre Körper, Lysosomen verschiedenen Inhalts, Microbodies und wahrscheinlich auch Glykogen. Eine genauere Charakterisierung der Lysosomen und Microbodies als solche kann jedoch erst mittels cytochemischer Nachuntersuchungen gegeben werden.

Basales Labyrinth

Das basale Labyrinth nimmt ca. 1/6 bis 1/8 der gesamten Transportsaumbreite ein und stellt neben dem apikalen das zweite extrazelluläre Leitsystem dar (Abb. 4). Terminal können sich die Einstülpungen leicht ampullenartig erweitern. In der Nachbarschaft dieser Erweiterungen lassen sich noch verstärkt Mitochondrien beobachten, während sie zwischen den Kanälen des Labyrinthes spärlich auftreten. Ein Vordringen des basalen Labyrinths bis in die Nähe des Faltensaums konnte im Gegensatz zu den Analpapillen und Chloridepithelien der Trichopteren [56, 89] und zum Rektum von Drosophila [86] nicht beobachtet werden. Vereinzelt stoßen Kanäle tiefer in das intermediäre Plasma vor.

Die Basalmembran liegt dem basalen Labyrinth auf, kann aber den Einstülpungen folgen und sie auskleiden. Der Basis der Labyrinthkompartimente liegen vereinzelt hemidesmosomenartige, elektronendichte Polster an [9].

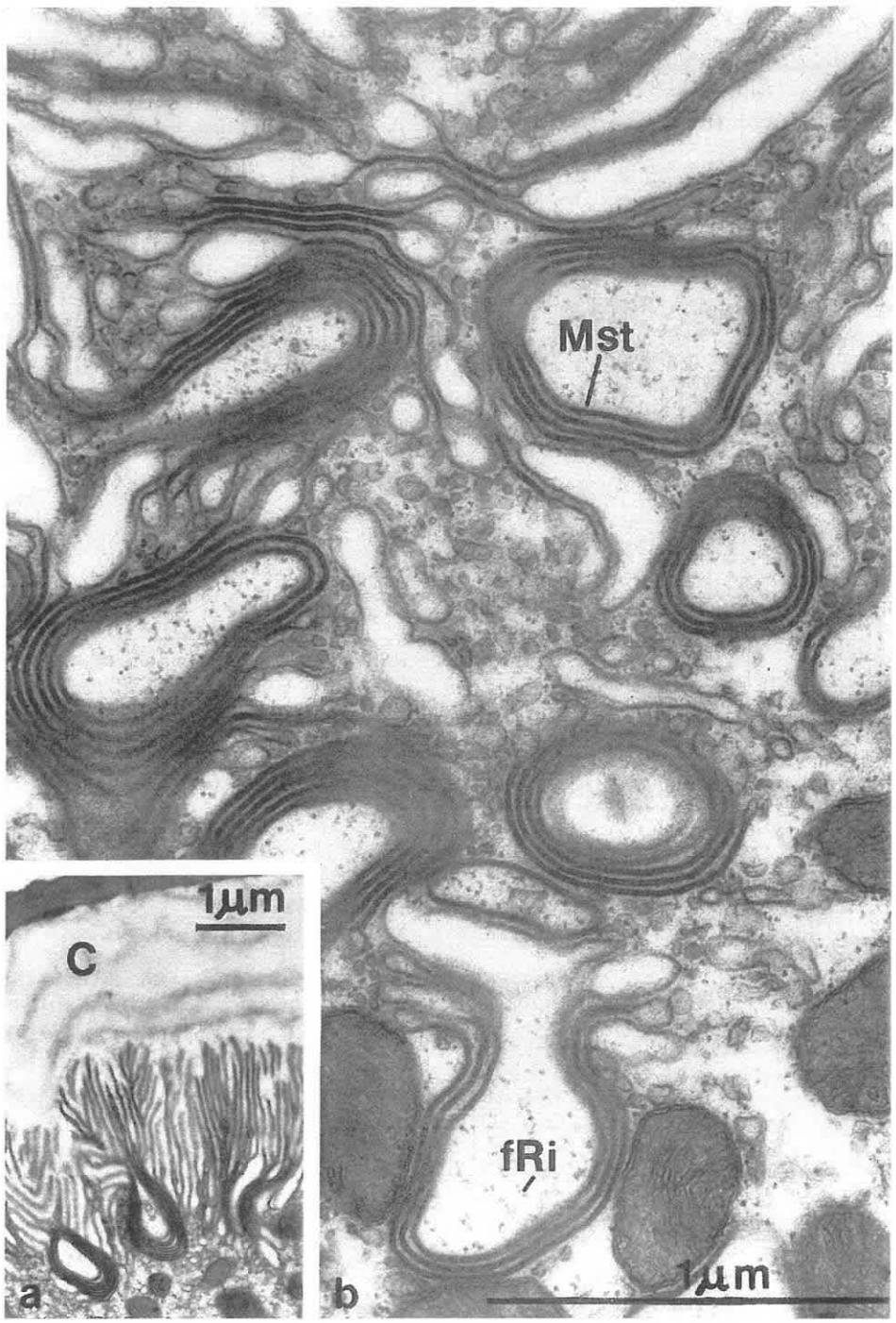
Perikaryon

Im Stielbereich weist die Feinstruktur keine Besonderheiten auf. Die Masse der Zellorganellen besteht aus Mitochondrien und Lysosomen.

Der Zellkern muß aufgrund seiner enormen Größe als hochploid eingestuft werden. Messungen an lichtoptischen Schnitten ergaben Werte von 60 bis 80 µm für größere Zellen. Die Kernmembran zeigt die übliche Porenstruktur mit angelagerten Ribosomen. Die Kernoberfläche ist partiell tief gefurcht.

Die Cytoarchitektur der mittleren Zellregion wird am besten auf Querschnitten verständlich (Abb. 7 a). Zum Hämolymphraum wird die Zelle von der Basalmembran bedeckt. Sie liegt einem System von Zellmembraneinfaltungen dicht auf, welches in der Peripherie der Zelle tief in das Cytoplasma vordringt, das periphere Labyrinth. Die Einstülpungen verlaufen insgesamt als Längsfurchen (Abb. 3). Im Gegensatz zum basalen Labyrinth des Transportsaums werden hier wieder typische Membran-Mitochondrienkomplexe beobachtet.

Abb. 6 a. Längsschnitt durch den apikalen Bläschensaum mit Membranstapeln *(Orchesella)*. – C Cuticula. – 12 000 ×. – **b.** Horizontalschnitt durch die Invaginationszone mit zahlreichen Membranstapeln (Mst). – fRi Freie Ribosomen *(Orchesella)*. – 55 900 ×.


Mst
1µm
C
a
fRi
b
1µm

Um den Kern herum liegen Schollen granulären ERs, eng mit Golgi-Apparaten assoziiert. Letztere treten häufig in der Nachbarschaft des peripheren Labyrinths auf. Charakteristisch für das Plasma dieser Zone sind Lysosomenakkumulationen (Abb. 8 a). Die starke Ausbildung des granulären ER läßt auf die Synthese von Exportproteinen schließen. Drüsenvesikel können nicht festgestellt werden. Da jedoch das Cytoplasma in bezug auf seine Organellenzusammensetzung Drüsencharakter hat, muß man eine Abgabe sekretorischer Produkte in feinverteilter, gelöster Form im Sinne eines eccrinen Extrusionstyps annehmen [35]. Dafür spricht, daß das Grundcytoplasma im Gegensatz zu anderen Zelltypen ausgewaschen erscheint.

Im basalen perikaryalen Bereich ändert sich die cytoplasmatische Zusammensetzung. Zwar finden sich noch größere ergastoplasmatische Schollen im Konnex mit ausgedehnten Golgi-Systemen (Abb. 3, 8 b), insgesamt aber lockert sich das Plasma auf. Diese sogenannte Übergangszone leitet zum agranulären ER über, welches die basalen Zellabschnitte einschließlich Zellfortsatz ausfüllt (Abb. 3, 7 b, 8 c). Das agranuläre ER bildet ein retikuläres Maschenwerk, in welches Golgi-Apparate von 3 bis 4 µm Durchmesser eingegliedert sind (Abb. 8 c). Mitochondrien finden sich in dieser Zone spärlich. Die Zellfortsätze werden basalwärts von bindegewebsartigen Hüllzellen umscheidet.

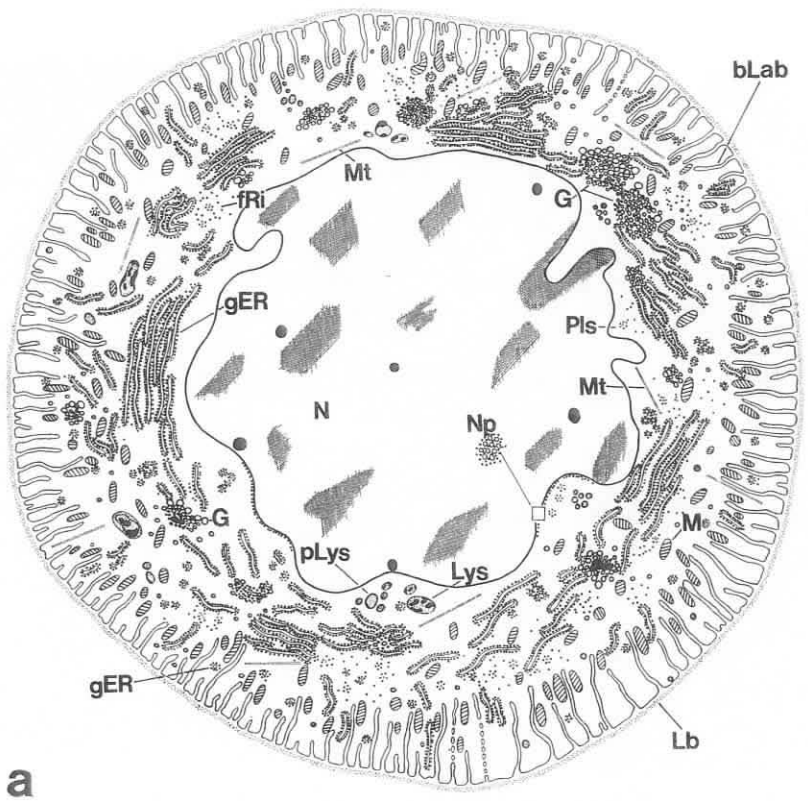
Diskussion

Zahlreiche Untersuchungen und Gesamtdarstellungen zur Funktionsmorphologie und Physiologie aktiver Transportsysteme für Wasser, Ionen und möglicherweise andere Solute lassen ein einheitliches Bild dieser Systeme erkennen. Stets handelt es sich um polar differenzierte Transportepithelien oder -zellen [4, 5, 8, 17, 18, 19, 37, 41, 67, 75, 81, 82, 85].

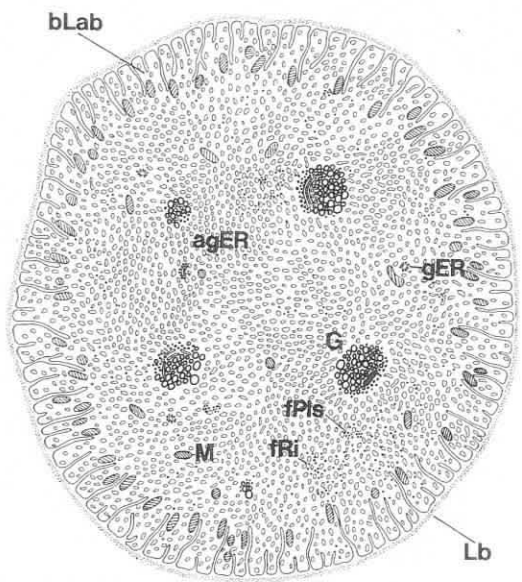
Innerhalb der Arthropoden oder verwandter Gruppen kristallisieren sich folgende Schwerpunkte heraus: das Rektum oder sonstige Teile des Darmtraktes [3, 6, 30, 44, 55, 60, 62, 63, 64, 68, 83, 84], Analanhänge in Form von Papillen, Säcken oder Feldern [11, 12, 21, 54, 56, 57, 66], Chloridzellen oder -epithelien [38, 39, 87 bis 92], Malpighigefäße [7, 41, 65, 77, 85], Labialnieren oder sonstige Drüsen im Kopfbereich (Segmentalorgane) [2, 25, 26, 27, 32] und schließlich mobile Ventralsäckchen oder Drüsen im Bereich der Extremitäten [1, 9, 10, 13, 20, 29, 33, 34, 43, 45, 47, 49, 58, 69, 72, 74, 76].

Übereinstimmende Strukturaspekte sind gegeben durch Vergrößerung der Zelloberfläche im apikalen, basalen und teilweise lateralen, interzellularen Bereich in Form von Bürsten- oder Faltensäumen und großflächigen Zellmembraneinstülpungen. Mitochondrien werden dabei als Energieträger, als sogenannte Leitstrukturen oder Indikatoren für endergonisch ablaufende Prozesse innerhalb von Mitochondrien-Membrankomplexen angesehen, als sogenannte Transmembranpumpen [4, 8, 11, 12, 14 bis 19, 30, 37, 67, 75, 81].

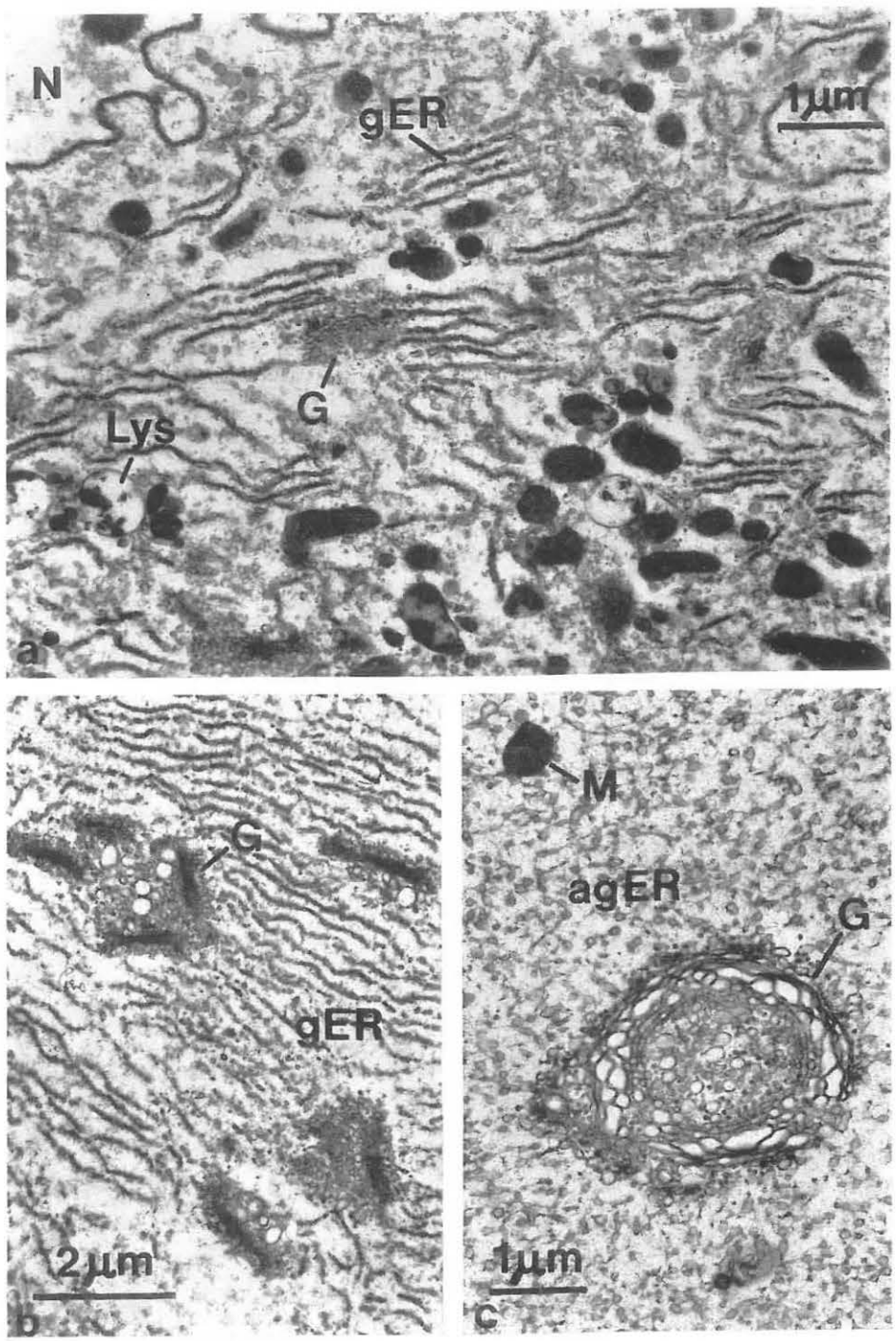
Abb. 7. Schematische Querschnitte durch das Perikaryon. – **a.** Mittleres Perikaryon. – **b.** Basale Zellregion. – agER, gER Agranuläres und granuläres Endoplasmatisches Retikulum. – G Golgi-Apparat. – bLab Peripheres Labyrinth. – Lb Basalmembran. – Lys Lysosomen. – pLys Primärlysosomen. – M Mitochondrien. – Mt Mikrotubuli. – N Kern. – Np Kernporen. – Pls Polysomen. – fRi Freie Ribosomen.


bLab
Mt
fRi
G
gER
Pls
Mt
N
Np
G
M
pLys
Lys
gER
Lb

a


bLab
agER
gER
G
fPls
M
fRi
Lb

b


N
gER
1µm
G
Lys
a
G
gER
2µm
b
M
agER
G
1µm
c

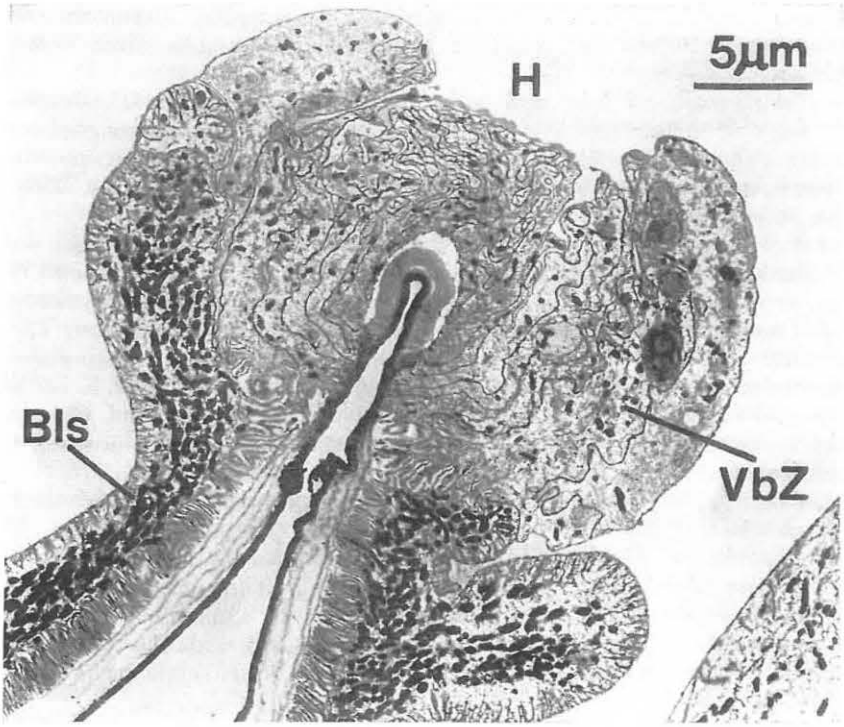


Abb. 9. Mediale Verbindungszone zwischen den Bläschenhemisphären. Der Bläschensaum (Bls) tritt bis an die Verbindungszellen (VbZ) heran. – H Hämolymphraum *(Orchesella)*. – 3060 ×.

Für besonders ionenintensivtransportierende Systeme werden »subunits«, »repeating particles« oder sogenannte »particular coats« beschrieben. Das gilt z. B. auch für die Untersuchung der funktionellen Organsiation von Insektensensillen, wo im Bereich des äußeren Rezeptorlymphraumes der Sitz einer Kaliumpumpe angenommen wird [31, 44, 50, 53, 55, 71, 78].

Im Zusammenhang mit dem Ventraltubus stellt sich zunächst die Frage nach dem Wasser- und Ionenhaushalt dieser Tiere. Bewiesen ist die hohe Transpirationsrate durch die gesamte Körperoberfläche, welche einen Aufenthalt in relativer Luftfeuchtigkeit im Bereich von 90 bis 100 % für die meisten Arten notwendig macht [42, 45, 73]. Das Substrat, auf dem die Tiere leben, kann zumindest für die hemiaquatischen Collembolen, z. B. Regenpfützenbewohner, als hyposmotisch eingestuft werden. Ein Extremfall dieser Art ist der Schnee in Hochgebirgsregionen, Lebensraum für den Gletscherfloh *Isotoma saltans*. Die Bewohner des Hemiedaphons, die sogenannten Streuschichtzer-

---

Abb. 8. Perikaryale Plasmazonierung *(Tomocerus)*. – **a.** Mittleres Perikaryon. – 14 400 ×. – **b.** Übergangszone zur Basalregion. – 9600 ×. – **c.** Basale Zellregion. – 13 200 ×. – Zeichenerklärung wie in Abbildung 7.

setzer, leben wahrscheinlich auch in einem hyposmotischen Milieu, wenn man sich vorstellt, daß das in Zersetzung befindliche Material der Streuschicht durch Regen ausgewaschen wird.

Die Wasseraufnahme erfolgt oral und durch den Ventraltubus [47]. Grundsätzlich werden die Tubusblasen nur in feuchter Atmosphäre und auf feuchtes Substrat von turgeszenten Tieren ausgestülpt. Bei ausgetrockneten Tieren funktioniert nur noch die orale Wasseraufnahme [45, 47]. Ähnliche Verhaltensweisen werden von Thysanuren berichtet [9, 34, 76].

Den hauptsächlichen biologischen Sinn des Ventraltubus sehe ich unter den Gesichtspunkten der Wasser- und Ionenaufnahme [24, 43, 47, 58, 69, 73]. Dabei kommt ihm vor allem in Trockenperioden und während der Häutungsphase besondere Bedeutung zu. Letzteres leite ich davon ab, daß die Tiere vor und während der Häutung überhaupt keine Nahrung zu sich nehmen und die orale Wasseraufnahme stark eingeschränkt sein muß, besonders wenn nur kapillar gebundenes Wasser vorhanden ist, z. B. bei Rindenbewohnern. Der Nachweis von Ionen am Beispiel des Natrium und Chlorid kann zweierlei Bedeutung haben. Erstens als Pumpmechanismus im Zusammenhang mit der Wasseraufnahme, zweitens als Regulativ für exkretorische Ionenverluste.

NOBLE-NESBITT [47] wies starke Natrium- und schwache Kalium-Aufnahme nach. Sie vermutet infolge des schnellen Transports einen aktiven Mechanismus. Dadurch scheint festzustehen, daß in den Tubusblasen eine Natrium-Pumpe lokalisiert ist.

Die Ergebnisse der Ultrastrukturanalyse weisen darauf hin, daß von den Bläschenzellen Resorptionsarbeit geleistet wird, denn es lassen sich strukturelle Voraussetzungen nachweisen, welche für Transportepithelien charakteristisch sind. Das Epithel ist polar differenziert. Bei genauer Analyse läßt sich eine dreifache Polarität erkennen:

1. Transportsaum und Perikaryon sind deutlich voneinander abgesetzt.
2. Der Transportsaum enthält zwei extrazelluläre Leitsysteme, den apikalen Faltensaum in Verbindung mit einer Invaginationszone und das basale Labyrinth. Die Masse der Mitochondrien liegt zwischen beiden Systemen. In der apikalen Zone ist ihr Anteil im Gegensatz zum basalen Labyrinth relativ hoch. Sie bilden typische Membranfunktionskomplexe.
3. Das Perikaryon wird in seiner Peripherie von einem dem basalen Labyrinth des Transportsaumes entsprechenden System von Plasmalemmeinfaltungen, dem peripheren Labyrinth, zerfurcht. Darüber liegt die Basalmembran. Beide Labyrinthsysteme gehen kontinuierlich ineinander über. Von einer Polarität des Perikaryon kann man deshalb sprechen, weil eine regionale Differenzierung des Cytoplasma in eine Zone granulären und agranulären ERs vorliegt. Der Drüsencharakter des Cytoplasmas in Verbindung mit dem peripheren Labyrinth sowie das Vorhandensein einer chromophilen, sekretartigen Abscheidung in den Hämolymphraum der Tubusblasen lassen den Schluß zu, daß die Perikarya der Bläschenzellen eine sekretorische Funktion erfüllen.

   Die Membran-Mitochondrien-Funktionskomplexe im peripheren Labyrinth sind Indikatoren für einen intensiven Transmembrantransport zwischen Perikaryon und Hämolymphe, die, wenn sie im Dienst der Sekretion stehen sollten, in ihrer Gesamtheit als »secretory pump« im Sinne HELANDERS [35] betrachtet werden müßten.

Übereinstimmung mit den Wasser und andere Resorbate transportierenden Epithelien im Rektum und den Analpapillen besteht darin, daß in beiden eine apikale Invaginationszone mit elektronendichten, spezialisierten Membranen vorhanden ist. Meines Erachtens findet im Transportsaum ein kombinierter Transportmechanismus Anwendung, d. h. primär aktiver, membrangebundener Kationen-Transport etwa nach dem

Carrier-Modell, möglicherweise verbunden mit einem passiven Anionen- und Wassertransport. Der Hauptanteil des aktiven Transports wird dabei wahrscheinlich von der apikalen Zellmembran geleistet.

Die Anwesenheit neurosekretführender Axone deutet auf eine hormonale Steuerung der Bläschenaktivität hin. Eine vergleichbare Interaktion wird für das Rektum vermutet [30, 84].

Die im Transportepithel eingelagerten Sensillen sind ihrer Struktur nach Chemorezeptoren, wahrscheinlich in erster Linie Hygrorezeptoren [23].

Die geringe Dicke des Transportsaumes, verbunden mit einer hohen Permeabilität, steht in Einklang mit der von RUPPEL [72] nachgewiesenen respiratorischen Bedeutung des Ventraltubus.

In der Beurteilung der Gesamtkonzeption des Transportepithels kommt man zu dem Schluß, daß der Transportsaum und die davon abgesetzten Perikarya der Zellen unterschiedliche Funktionen ausüben. Der Ventraltubus als Ganzes ist nach den gewonnenen Erkenntnissen immer noch als Mehrzweckorgan einzustufen [73]. In seiner Hauptfunktion ist der Ventraltubus an der Osmoregulation beteiligt. Die Analyse seiner Feinstruktur und der histochemische Nachweis von Chlorid [24] zeigen, daß resorbiert wird und die Transportrichtung von außen nach innen verläuft.

Ein Vergleich mit dem Transportepithel der Machiliden stützt weiterhin die Annahme, daß es sich hier tatsächlich um homologe Organe handelt.

Zusammenfassung

Im Ventraltubus der Collembolen findet sich im Bereich der eversiblen und retraktilen Tubusbläschen ein aktives Transportepithel, welches aus ca. 20 Transportzellen in jeder Bläschenhemisphäre besteht. Die Zellen sind durch Zellgrenzen deutlich voneinander getrennt, bilden aber nur in der apikalen Region einen geschlossenen Epithelverband. Ihre Perikarya hängen frei in den Hämolymphraum der Bläschen, wo sie von der Hämolymphe umspült werden. Distal sind sie stielartig mit dem eigentlichen Transportsaum verbunden, basal laufen sie in lange Zellfortsätze aus, welche sich durch den gesamten Ventraltubus bis in das Abdomen hinein erstrecken.

Der Transportsaum zeigt die typisch polare Organisation von Transportsystemen: ein apikaler Faltensaum sowie ein basales Labyrinth bilden die Zelloberfläche vergrößernde extrazelluläre Leitsysteme. Die Fülle der Mitochondrien weist auf eine hohe Transportaktivität hin. Aufgrund seiner Fähigkeit zur Ionenaufnahme kann geschlossen werden, daß der Ventraltubus in die Osmoregulation einbezogen ist.

Das Perikaryon der Transportzellen zeigt einen vom Transportsaum abweichenden cytoplasmatischen Aufbau, welcher auf sekretorische Funktion hindeutet. Ein möglicher Transportmechanismus wird diskutiert.

Herrn Prof. H. RISLER vom Institut für Zoologie in Mainz danke ich herzlich für Anregungen sowie für großzügige Unterstützung der Arbeit. Entsprechend gilt mein Dank den Mitarbeitern der Elektronenmikroskopischen Abteilung, insbesondere Herrn Prof. K. SCHMIDT, für Diskussionsbeiträge und materielle Unterstützung der Arbeit. Frau M. ULLMANN unterstützte mich bei der Ausführung der Fotoarbeiten.

Herrn Dr. W. WICHARD aus Bonn gilt mein besonderer Dank für wertvolle Hinweise, Diskussionsbeiträge und die Durchsicht des Manuskriptes.

Literaturverzeichnis

[1] ALEXANDER, A. J.: A note on the function of the eversible sacs of the Onychophoran *Opisthopatus cinctipes* PURCELL. Ann. Natal. Mus. **13**, 217–222 (1955).

[2] ALTNER, H.: Die Ultrastruktur der Labialnephridien von *Onychiurus quadriocellatus* (Collembola). J. Ultrastruct. Res. **24**, 349–366 (1968).

[3] ASAKURA, K.: Studies on the structural basis for ion and water transport by osmoregulatory organs of mosquitoes. I. Fine structure of the rectal epithelium of *Aedes albopictus* larva. Sci. Rep. Kanazawa Univ. **1**, 37–55 (1970).

[4] BEAMENT, J. W. L.: The active transport and passive movement of water in insects. Adv. Insect Physiol. **2**, 67–129 (1964).

[5] BERRIDGE, M. J.: Ion and water transport across epithelia. In: J. W. L. BEAMENT and J. E. TREHERNE (eds.): Insects and Physiology. Oliver and Boyd, Edinburgh 1967.

[6] BERRIDGE, M. J., and B. L. GUPTA: Fine structural changes in relation to ion and water transport in the rectal papillae of the blowfly, *Calliphora*. J. Cell Sci. **2**, 89–112 (1967).

[7] BERRIDGE, M. J., and J. L. OSCHMAN: A structural basis for fluid secretion by malpighian tubules. Tissue Cell **1**, 247–272 (1969).

[8] BERRIDGE, M. J., and J. L. OSCHMAN: Transporting epithelia. pp. 91. Academic Press, New York 1972.

[9] BITSCH, J., et C. PALÉVODY: L'épithélium absorbant des vésicules coxales des Machilides (Insecta Thysanura). Z. Zellforsch. **143**, 169–182 (1973).

[10] CHANG, S. L.: Some physiological observations on two aquatic Collembola. Trans. Amer. Microsc. Soc. **85**, 359–371 (1966).

[11] COPELAND, E.: A mitochondrial pump in the cells of the anal papillae of mosquito larvae. J. Cell Biol. **23**, 253–263 (1964 a).

[12] COPELAND, E.: Mitochondrial pump in the osmoregulatory tissues of mosquito larvae and of *Artemia*. J. Cell Biol. **23**, 20 A (1964 b).

[13] DAVIES, W. M.: The effect of variation in relative humidity on certain species of Collembola. Brit. J. exp. Biol. **6**, 79–86 (1928).

[14] DIAMOND, J. M.: The mechanism of isotonic water transport. J. gen. Physiol. **48**, 15–42 (1964).

[15] DIAMOND, J. M.: Standing-gradient model of fluid transport in epithelia. Fed. Proc. **30**, 6–13 (1971).

[16] DIAMOND, J. M., and W. H. BOSSERT: Standing-gradient osmotic flow. A mechanism for coupling of water and solute transport in epithelia. J. gen. Physiol. **50**, 2061–2083 (1967).

[17] DIAMOND, J. M., and W. H. BOSSERT: Functional consequences of ultrastructural geometry in »backwards« fluid transporting epithelia. J. Cell Biol. **37**, 694–702 (1968).

[18] DIAMOND, J. M., and J. MCD. TORMEY: Role of long extracellular channels in fluid transport across epithelia. Nature (London) **210**, 817–820 (1966 a).

[19] DIAMOND, J. M., and J. MCD. TORMEY: Studies on the structural basis of water transport across epithelial membranes. Proc. Fed. Am. Soc. exp. Biol. **25**, 1458–1463 (1966 b).

[20] DRUMMOND, F. H.: The eversible vesicles of *Campodea* (Thysanura). Proc. R. ent. Soc. London (A) **28**, 145–148 (1953).

[21] EICHELBERG, D., A. WESSING und A. POLENZ: Struktur und Funktion der larvalen Analorgane von Drosophila. Cytobiologie **6**, 410–426 (1972).

[22] EISENBEIS, G.: Funktionsmorphologische Untersuchungen am Ventraltubus arthropleoner Collembolen unter besonderer Berücksichtigung der Ultrastruktur des Transportepithels. Diss. an den Naturwiss. Fachbereichen Univ. Mainz 1974.

[23] Eisenbeis, G.: Beiträge zur Funktion des Ventraltubus. Die Ultrastruktur chemorezeptiver Sensillen im Transportepithel von *Tomocerus* und *Orchesella* (Insecta, Collembola). In Vorbereitung.

[24] Eisenbeis, G., und W. Wichard: Histochemischer Chloridnachweis im Transportepithel am Ventraltubus arthropleoner Collembolen (Insecta). In Vorbereitung.

[25] Fain-Maurel, M. A., et P. Cassier: Etude infrastructurale du labyrinth du rein céphalique de *Petrobius maritimus* Leach (Insecte, Aptérygote, Thysanoure). C. R. Acad. Sci. (Paris) **270**, 369–371 (1970).

[26] Feustel, H.: Untersuchungen über die Exkretion bei Collembolen. Z. wiss. Zool. **161**, 209–238 (1958).

[27] Francois, J.: Ultrastructure du rein labial céphalique de *Campodea chardardi* (Diplura, Insecta). Z. Zellforsch. **127**, 34–49 (1972).

[28] Glauert, A. M., and R. H. Glauert: Araldite as an embedding medium for electron microscopy. J. biophys. biochem. Cytol. **4**, 191 (1958).

[29] Groepler, W.: Feinstruktur der Coxalorgane bei der Gattung *Ornithodorus* (Acari, Argasidae). Z. wiss. Zool. **178**, 235–275 (1969).

[30] Gupta, B. L., and M. J. Berridge: Fine structural organization of the rectum in the blowfly, *Calliphora erythrocephala* (Meig.) with special reference to connective tissue, trachea and neurosecretory innervation in the rectal papillae. J. Morph. **120**, 23–82 (1966 a).

[31] Gupta, B. L., and M. J. Berridge: A coat of repeating subunits on the cytoplasmic surface of the plasma membrane in the rectal papillae of the blowfly, *Calliphora erythrocephala* (Meig.) studied in situ by electron microscopy. J. Cell Biol. **29**, 376–382 (1966 b).

[32] Haupt, J.: Zur Feinstruktur der Labialniere des Silberfischchens, *Lepisma saccharina* L. (Thysanura, Insecta). Zool. Beitr. **15**, 139–170 (1969).

[33] Hecker, H., P. A. Diehl et A. Aeschlimann: Recherches sur l'ultrastructure et l'histochémie de l'organe coxal d'*Ornithodorus moubata* (Murray) (Ixodoidea, Argasidae). Acta trop. **26**, 346–360 (1969).

[34] Heeg, J.: Studies on Thysanura. I. The water economy of *Machiloides delanyi* Wygod. and *Ctenolepisma longicaudata* Esch. Zool. Africana **3**, 21–41 (1967).

[35] Helander, F.: Morphology of animal secretory gland cells. In: K. E. Wohlfarth-Bottermann (ed.): Sekretion und Exkretion. 2. wiss. Konf. Ges. Naturf. Ärzte Schloß Reinhardsbrunn. Springer-Verlag, Berlin– Heidelberg – New York 1965.

[36] Hoffmann, R. W.: Über den Ventraltubus von *Tomocerus plumbeus* L. und seine Beziehungen zu den großen unteren Kopfdrüsen. Ein Beitrag zur Kenntnis der Collembolen. Zool. Anz. **28**, 87–116 (1904).

[37] Koch, H. J.: Transcellular active transport of mineral ions by epithelial membranes of Arthropods. Arch. Biol. (Liège) **76**, 175–187 (1965).

[38] Komnick, H., and J. Abel: Location and fine structure of the chloride cells and their porous plates in *Callibaetis* spec. (Ephemeroptera, Baetidae). Cytobiologie **4**, 467–479 (1971).

[39] Komnick, H., R. W. Rhees, and J. H. Abel: The function of ephemerid chloride cells. Histochemical, autoradiographic and physiological studies with radioactive chloride on *Callibaetis*. Cytobiologie **5**, 65–82 (1972).

[40] Locke, M.: The structure and formation of the integument in insects. In: M. Rockstein (ed.): Physiology of Insecta. Vol. III. pp. 379–470. Academic Press, New York 1964.

[41] Madrell, S. H. P.: The mechanism of insect excretory systems. Adv. Insect Physiol. **8**, 200–331 (1971).

[42] Mais, K. F.: Beitrag zur Biologie und Ökologie einiger Collembolen-Arten. Diss. Phil. Fak. Univ. Wien (1968).

[43] Mayer, H.: Zur Biologie und Ethologie einheimischer Collembolen. Zool. Jb., Syst. **85**, 501–672 (1957).

[44] MEREDITH, J., and J. E. PHILLIPS: Rectal ultrastructure in salt and freshwater mosquito larvae in relation to physiological state. Z. Zellforsch. **138**, 1–22 (1973).

[45] NOBLE-NESBITT, J.: Transpiration in *Podura aquatica* L. and the wetting properties of its cuticle. J. exp. Biol. **40**, 681–700 (1963).

[46] NOBLE-NESBITT, J.: The fully formed intermoult cuticle and associated structure of *Podura aquatica* (Collembola). Quart. J. microscop. Sci. **104**, 253–270 (1963 a).

[47] NOBLE-NESBITT, J.: A site of water and ionic exchange with the medium in *Podura aquatica* L. (Collembola, Isotomidae). J. exp. Biol. **40**, 701–711 (1963 b).

[48] NOBLE-NESBITT, J.: Aspects of the structure, formation and function of some insect cuticles. In: J. W. L. BEAMENT and J. E. TREHERNE (eds.): Insects and Physiology. Oliver and Boyd, Edinburgh 1967.

[49] NOBLE-NESBITT, J.: Water balance in the firebrat *Thermobia domestica* (PACKARD). The site of uptake of water from the atmosphere. J. exp. Biol. **52**, 193–200 (1970).

[50] NOIROT, C. H., et C. NOIROT-TIMOTHÉE: Revêtement de la membrane cytoplasmique et absorption des ions dans les papilles rectales d'un termite (Insecta, Isoptera). C. R. Hebd. Séance Acad. Sci. (Paris) **263**, 1099–1102 (1966).

[51] NOIROT, C., et C. NOIROT-TIMOTHÉE: Mitochondries associées à la membrane plasmique dans le rectum des Insectes. Rapport avec le transport actif. J. Microscopie **7**, 47 a (1968).

[52] NOIROT, C., et C. NOIROT-TIMOTHÉE: La cuticule proctodéale des Insectes. I. Ultrastructure comparée. Z. Zellforsch. **101**, 477–509 (1969).

[53] NOIROT, C., et C. NOIROT-TIMOTHÉE: Revêtement particulaire de la membrane plasmique et absorption dans le rectum des Insectes. 7ème Congrés Int. Micr. électron. Grenoble, p. 37–38 (1970).

[54] NOIROT, C., et C. NOIROT-TIMOTHÉE: Ultrastructure du proctodéum chez le Thysanoure *Lepismodes inquilinus* NEWMAN (= *Thermobia domestica* PACKARD). II. Le sac anal. J. Ultrastructure Res. **37**, 355–350 (1971).

[55] NOIROT, C., C. NOIROT-TIMOTHÉE et J. KOVOOR: Revêtement particulaire de la membrane plasmique en rapport avec l'excrétion dans une région specialisée de l'intestin moyen des termites supérieurs. C. R. Acad. Sci. **264**, 722–725 (1967).

[56] NÜSKE, H., und W. WICHARD: Die Analpapillen der Köcherfliegenlarven. I. Feinstruktur und histochemischer Nachweis von Natrium und Chlorid bei *Philopotamus montanus* DONOV. Cytobiologie **4**, 480–486 (1971).

[57] NÜSKE, H., und W. WICHARD: Die Analpapillen der Köcherfliegenlarven. II. Feinstruktur des ionen-transportierenden und respiratorischen Epithels bei Glossosomatiden. Cytobiologie **6**, 243–249 (1972).

[58] NUTMAN, S. R.: The function of the ventral tube in *Onychiurus armata* (Collembola). Nature (London) **148**, 168–169 (1941).

[59] OSCHMAN, J. L., and M. J. BERRIDGE: The structural basis of fluid secretion. Fed. Proc. **30**, 49–56 (1971).

[60] OSCHMAN, J. L., and B. J. WALL: The structure of the rectal pads of *Periplaneta americana* L. with regard to the fluid transport. J. Morph. **127**, 475–510 (1969).

[61] PACLT, J.: Biologie der primär flügellosen Insecten. Jena 1956.

[62] PALM, N. B.: The rectal papillae in insects. K. Sallsk. Handl. Lund (N. F.) **60**, 3–29 (1949).

[63] PHILLIPS, J. E.: Osmotic regulation and rectal absorption in the blowfly, *Calliphora erythrocephala*. Can. J. Zool. **47**, 851–863 (1969).

[64] PHILLIPS, J. E.: Rectal absorption and renal function in insects. Trans. Roy. Soc. Can. **3**, 237–254 (1965).

[65] PHILLIPS, J. E.: Apparent transport of water by insect excretory systems. Am. Zoologist **10**, 413–436 (1970).

[66] Phillips, J. E., and J. Meredith: Active sodium and chloride transport by anal papillae of a salt water mosquito larvae *(Aedes campestris)*. Nature (London) **222,** 168–169 (1969).

[67] Philpott, C. W.: The specialized surface of a cell specialized for electrolyte transport. J. Cell Biol. **35,** 104 A (1967).

[68] Ramsay, J. A.: Insect rectum. Phil. Trans. Roy. Soc. London B **262,** 251–260 (1971).

[69] Reuter, O. M.: Sur la fonction de la tube ventral des Collemboles. Entomol. Tidskr. **1,** 162–163 (1880).

[70] Reynolds, E. S.: The use of lead citrate at high *p*H as an electron-opaque stain for electron microscopy. J. Cell Biol. **17,** 208 (1963).

[71] Ritch, R., and C. W. Philpott: Repeating particles associated with an electrolyte-transport membrane. Exp. Cell Res. **55,** 17–24 (1969).

[72] Ruppel, H.: Physiologische Untersuchungen über die Bedeutung des Ventraltubus und die Atmung der Collembolen. Zool. Jb., Physiol. **64,** 429–498 (1953).

[73] Schaller, F.: Collembola. In: Kükenthal: Handbuch der Zoologie, Bd. **IV (2),** 2/1, 1–72 (1970).

[74] Sedlag, U.: Untersuchungen über den Ventraltubus der Collembolen. Wiss. Z. Univ. Halle (Math.-Natur.) **1,** 93–127 (1952).

[75] Shaw, J., and R. H. Stobbart: Osmotic and ionic regulation in insects. Adv. Insect Physiol. **1,** 315–399 (1963).

[76] Smith, E. L.: Biology and structure of some california bristletails and silverfish (Apterygota: Microcoryphia, Thysanura). Pan-Pacific Entomol. **46,** 212–225 (1970).

[77] Taylor, H. H.: Ultrastructural studies on the malpighian tubules of the stick insect. Ph. D. Thesis, University of New Castle upon Tyne (1970).

[78] Thurm, U.: Untersuchungen zur funktionellen Organisation sensorischer Zellverbände. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Köln (1970), p. 79–88 (1970).

[79] Tormey, J. McD.: Fine structure of the ciliary epithelium of the rabbit, with particular reference to »infolded membranes«, »vesicles« and the effect of diamox. J. Cell Biol. **17,** 641–654 (1963).

[80] Tormey, J. McD.: Differences in membrane configuration between osmium tetroxide-fixed and glutaraldehyd-fixed ciliary epithelium. J. Cell Biol. **23,** 658–664 (1964).

[81] Treherne, J. E.: Active transport in insects. In: Aspects of Insect Biochemistry. p. 1–13. Academic Press, London – New York 1965.

[82] Ussing, H. H.: Transport of electrolytes and water across epithelia. Harvey Lect., Ser. 59. Academic Press, New York 1965.

[83] Wall, B. J.: Local osmotic gradients in the rectal pads of an insect. Fed. Proc. **30,** 42–48 (1971).

[84] Wall, B. J., and J. L. Oschman: Structure and function of rectal pads in *Blatella* and *Blaberus* with respect to the mechanism of water uptake. J. Morph. **140,** 105–118 (1973).

[85] Wessing, A.: Funktionsmorphologie von Exkretionsorganen bei Insekten. Zool. Anz. Suppl.-Bd. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Heidelberg 633–681 (1968).

[86] Wessing, A., und D. Eichelberg: Elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Struktur und Funktion der Rektalpapillen von *Drosophila melanogaster*. Z. Zellforsch. **136,** 415–432 (1973).

[87] Wichard, W., and H. Komnick: Electron microscopical and histochemical evidence of chloride cells in tracheal gills of mayfly larvae. Cytobiologie **3,** 215–228 (1971).

[88] Wichard, W., und H. Komnick: Feinstruktur der Chloridzellen von Eintagsfliegenlarven. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Mainz (1972), 80–83 (1973).

[89] Wichard, W., and H. Komnick: Fine structure and function of the abdominal chloride epithelia in caddisfly larvae. Z. Zellforsch. **136,** 579–590 (1973).

[90] WICHARD, W., und H. KOMNICK: Feinstruktureller und histochemischer Nachweis von Chloridzellen bei Steinfliegenlarven. I. Die coniformen Chloridzellen. Cytobiologie **7**, 297–314 (1973).

[91] WICHARD, W., und H. KOMNICK: Feinstruktureller und histochemischer Nachweis von Chloridzellen bein Steinfliegenlarven. II. Die caviformen und bulbiformen Chloridzellen. Cytobiologie **8**, 297–311 (1974).

[92] WICHARD, W., H. KOMNICK, and J. H. ABEL: Typology of ephemerid chloride cells. Z. Zellforsch. **132**, 533–551 (1972).